

QUELQUES REMARQUES SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS
ET LA PALÉONTOLOGIE.

Par J. ROGER.

La paléontologie prend surtout en considération l'individu, en raison du rôle essentiel qui lui est imposé par son histoire et par les nécessités. En effet, destinée ¹ à fournir les « médailles » datant les époques révolues, il suffit d'un exemplaire dénommé pour être fixé, en vertu du postulat du fossile dit « caractéristique ». Cette première remarque s'applique surtout à la paléontologie des Invertébrés ².

Quand, se souvenant de sa vocation biologique, la paléontologie devient « anatomie comparée des êtres fossiles », il y a déjà un progrès. Là ce sont surtout les Vertébrés qui sont l'objet d'études. Il faut d'ailleurs reconnaître que souvent encore l'individu isolé est seul pris en considération. (Pensons au temps que demande la « dissection » d'un seul spécimen de Vertébrés inférieur fossile ! Cette remarque n'est évidemment pas un reproche, bien au contraire).

En arrivant aux notions de variabilité de la forme des fossiles — donc de statistique, en parlant de leur développement ontogénique, apparaissent les considérations de groupes, d'ensembles d'individus, en un mot de « populations ».

Quand un paléontologiste parle de « migrations » de faunes, il lui est difficile — semble-t-il — de ne pas penser également « populations » en mouvement. Et cependant sur quoi base-t-on, dans l'état présent des recherches, la reconstitution des migrations ? Sur quelques unités individuelles, fragmentaires bien souvent. Cependant, la reconstitution d'un arbre phylogénétique, suivant les orientations des études depuis un demi siècle au moins, ne devrait-elle pas être, au fond, la figuration des résultats de multiples études sur des mouvements de « populations ». Comme le fait remarquer, en substance, un jeune paléontologiste (KURTEN-1954^a), le temps où la paléontologie évolutive consiste seulement à donner des arbres phylogéniques et à établir des « lois » et « principes » de l'évolution

1. On pourrait dire « condamnée », sans pour cela méconnaître la réalité et l'utilité du lien entre science des fossiles et sciences de la Terre.

2. On est sans cesse obligé de séparer « paléontologie des Vertébrés » et « paléontologie des Invertébrés ». L'état de ces deux branches de la paléontologie est très différent. Il conviendrait d'ailleurs de noter aussi les particularités et la multiplicité de la « paléobotanique » et de la micropaléontologie.

est définitivement dépassé ; de nouvelles voies d'étude se présentent. Dans cette considération des populations, actuelles et fossiles, on peut voir un des chemins nouveaux de développement des travaux sur l'évolution.

En même temps que des études sur les « populations » fossiles apparaissent, nous voyons parallèlement une tendance à approfondir la notion d'associations fossiles. La preuve en est dans la multiplication des termes : thanatocénose, taphocénose, oryctocénose¹.

D'ailleurs ces deux tendances modernes de la paléontologie ne peuvent s'ignorer. En effet, de même que l'étude des individus de groupes divers d'un gisement conduit à les considérer en rapport avec leur milieu, donc à reconstituer celui-ci, on ne peut concevoir l'étude des populations en dehors des conditions environnantes. En ce sens, la question soulevée dans le titre de cette note est donc complémentaire et dépendante de la taphonomie². Cependant dans la série des intégrations de plus en plus larges elle est nettement au-dessus.

En effet, si nous prenons dans un gisement donné l'ensemble des individus d'une espèce donnée accessibles à l'étude, en vue d'établir la structure de la population, nous devons d'abord connaître les conditions de formation du gisement, car par là nous pourrions comprendre les modifications subies par la dite population. Cependant nous devons pour approfondir la question, envisager une série de populations locales de la même espèce, provenant de gisements divers.

Dans cette voie nouvelle la paléontologie a, évidemment, tendance à faire d'abord appel aux résultats obtenus dans l'étude des populations actuelles. Remarquons déjà que le nombre des publications des biologistes est considérable et que des données s'accumulent. Cependant il ne semble pas encore s'en dégager de lois générales bien précises. Pour l'établissement de ces lois deux méthodes sont employées, sous une forme plus ou moins exclusives : la méthode inductive basée sur des observations des groupes vivants, la méthode déductive, essentiellement à base mathématique. Les paléontologistes peuvent aussi trouver des renseignements dans les données publiées par les zoologistes sur certains groupes particuliers. Malheureusement les travaux jusqu'ici ont porté essentiellement sur les Insectes, les Oiseaux, c'est-à-dire des classes relativement peu repré-

1. L'ensemble des animaux morts, dans un milieu donné, constitue la thanatocénose (Wasmund). Les cadavres non enfouis, rassemblés dans un lieu de sédimentation, forment une taphocénose (Efremov). Les fossiles récoltés dans un gisement dans son état actuel constituent l'oryctocénose (Efremov).

2. Termes dus à Efremov (1950).

sentées en paléontologie. Au contraire les Brachiopodes, les Mollusques, n'ont donné lieu qu'à fort peu de travaux.

Les données ou les généralisations obtenues dans l'étude des êtres actuels sont certes précieuses, mais les populations fossiles doivent surtout être considérées dans leur cadre géologique propre. Cela est imposé par cette remarque fondamentale d'un philosophe moderne (САНН, 1933) : « L'influence du temps négligeable pour la grande majorité des systèmes physico-chimiques est primordiale pour les systèmes du monde vivant ». Cette nécessité de considérer en elles-mêmes les populations fossiles est également imposée par la remarque suivante. Nous avons en elles les résultats du jeu des facteurs de l'évolution ; c'est-à-dire que par là nous pouvons toucher le mécanisme même de l'évolution directement dans son propre domaine.

La paléontologie occupe là, comme en beaucoup d'autres points, une position particulière, par rapport à la néontologie. Ainsi, dans la définition d'une espèce nous pouvons, en zoologie, désigner un individu comme holotype sans risque considérable de défigurer la signification de cette espèce. En paléontologie s'installe la notion d'hypodigme¹. De même les études statistiques en paléontologie revêtent un sens spécial. En somme dans un ensemble de fossiles nous trouvons réunis toute une série de petits phénomènes que la nature actuelle nous montre séparés. Nous avons un « télescope » dans l'espace auquel s'ajoute un « télescope » dans le temps. De ce phénomène peut résulter une mise en évidence plus nette de lois générales, mais il peut aussi se produire une sélection systématique des phénomènes élémentaires, d'où des notions faussées.

Nous retrouvons ainsi la grande question de l'actualisme, question fondamentale de méthodologie.

Cependant dans la pratique les conditions d'étude en paléontologie sont spéciales au moins en deux points. D'abord, comme nous l'avons montré, il faut connaître les causes de la formation des gisements. De plus les récoltes ne se présentent pas de la même façon chez les Vertébrés et les Invertébrés. Pour ces derniers surtout, des récoltes nouvelles sont souvent nécessaires, car la majorité des collections anciennes ne donnent pas les indications suffisantes sur les gisements et ne fournissent pas les individus en quantités assez grandes.

Pour terminer ce préambule retenons deux remarques récentes concordantes de deux savants : « L'évolution est une question de dynamique des populations », dit l'un (TESSIER) ; l'autre, parlant des modes principaux de l'origine des espèces déclare : « La structure des populations y joue un rôle essentiel », (WRIGHT, 1949). D'ailleurs,

1. SIMPSON G. G. — 1940. Désigne l'ensemble des spécimens étudiés par l'auteur pour en créer une espèce, sous-espèce ou variété nouvelles.

bien avant, Robson et Richards avaient dit : « Evolution does not proceed by the transformation of single organisms, but by mass changes of population ». Nous savons fort bien, par exemple, que les biologistes ont mis en évidence depuis longtemps déjà la part de la densité et de la structure des populations dans l'exercice de la sélection.

Voyons maintenant les opérations à réaliser dans une étude de dynamique des populations chez les fossiles.

L'établissement des tables de survie et des courbes suppose l'indication de l'âge, du nombre des survivants au début de chaque intervalle d'âge (lx), du nombre des décès dans chaque intervalle (dx), du taux correspondant de mortalité (qx) et des chances de survie (ex), ce qui suppose un calcul de l'âge moyen (Deevey, 1947). Sans entrer dans les détails indiquons simplement qu'à partir de ces tables de survie on construit des courbes permettant d'effectuer des comparaisons entre groupes systématiques même éloignés.

D'ailleurs les études de dynamique des populations ont d'abord été poursuivies chez les humains, puis, beaucoup plus tard on les a étendues à des groupes d'animaux divers, soit par élevage, soit à l'état sauvage. Remarquons que ce sont principalement, pour les Invertébrés, des groupes peu fréquents parmi les fossiles qui ont été l'objet de tels travaux (Insectes, Oiseaux, etc...). Par exemple les Mollusques, les Brachiopodes, les Foraminifères, ont été à peu près totalement négligés par les biologistes.

Pour les fossiles les études se donnant comme objet la dynamique des populations sont fort peu nombreuses¹, mais beaucoup de travaux de biométrie fournissent les données nécessaires.

Tout travail de ce genre nécessite donc un échantillonnage suffisamment abondant (30 à 40 individus au moins) et homogène. Sa signification doit être établie. S'il s'agit d'une hécatombe massive (comme cela semble être le cas pour beaucoup de gisements de Mammifères), nous sommes dans le cas d'un recensement de population, c'est-à-dire que les fréquences trouvées représentent des valeurs de lx . Au contraire s'il s'agit d'une mortalité normale les fréquences trouvées correspondent aux valeurs de dx . Enfin, la question fondamentale est celle de l'établissement de l'âge individuel des spécimens. C'est d'ailleurs elle-ci que nous voulons essentiellement examiner ici, de façon générale.

Comme remarque préalable notons que le paléontologiste n'est pas, en ce domaine, irrémédiablement et considérablement désavantagé par rapport au zoologiste. En effet dans les études de popu-

1. KURTÉN (1953, 1954, 1954 a) est l'auteur qui a développé le plus complètement, et le premier, la notion de dynamique des populations en paléontologie.

lations actuelles il arrive bien souvent que l'âge ne puisse pas être établi directement ¹.

Le plus souvent on tente de fixer l'âge des individus en années, mais l'établissement de groupes basés sur n'importe quel autre critère peut aussi convenir.

Les méthodes indirectes de détermination d'âge sont basées sur des phénomènes de croissance. Nous les passerons rapidement en revue.

On peut admettre qu'une loi générale empirique de croissance s'applique au groupe considéré. J'ai procédé ainsi dans un petit travail sur des Brachiopodes, en prenant comme principe que la croissance des dimensions suivait la courbe dite « logistique », (ROGER J., 1942).

En partant du principe de la croissance allométrique on peut reconnaître des phases (Abeloos), ou étapes (Tessier), qui fournissent un moyen d'appréciation de l'âge des fossiles. Des études nombreuses, sur les Crustacés actuels notamment, ne semblent pas avoir reçu d'applications bien poussées chez les fossiles. D'importants travaux consacrés aux Vertébrés fossiles tiennent compte de ces phénomènes de croissance (GRAY, 1946 ; OLSON et MILLER, 1951). Sous une forme plus ou moins simplifiée ce même principe a été appliqué aux Mollusques (HASKIN, 1954). La courbe de variabilité d'une dimension, si on prend une amplitude de classe assez faible peut donner plusieurs sommets, chacun d'eux correspondant à une année ².

Une méthode particulièrement précise s'applique aux animaux qui subissent des mues, en nombre déterminé. Une utilisation remarquable en a été faite pour des Ostracodes fossiles (SPJELDNAES, 1954).

Les Foraminifères à loges multiples donnent aussi une possibilité pratique pour l'établissement de catégories d'âge (LIVENTAL, 1952).

Chez les Mammifères l'ordre de sortie des dents et, pour certains, leur degré d'usure, par comparaison avec les représentants actuels des mêmes groupes, fournissent un moyen sûr et souvent utilisé pour la détermination de l'âge des fossiles.

Les parties dures des organismes portent souvent l'empreinte des stades successifs ou des variations annuelles, ou saisonnières, dans la vitesse de croissance. Ces « stries » de croissance sont particulièrement nettes chez les Lamellibranches (où elles ont fait l'objet de

1. Dans les cas des sociétés humaines, des élevages et des animaux bagués, les âges sont connus directement, mais chacun d'eux présente des inconvénients et notamment des déviations par rapport aux conditions naturelles.

2. Les travaux se rapportant aux Gastropodes et surtout Lamellibranches actuels sont relativement nombreux, mais ils sont publiés dans des périodiques d'accès souvent difficile. En effet ils sont consacrés principalement à des Mollusques comestibles et les résultats sont consignés dans les périodiques des pêcheries ou dans des rapports plus ou moins inédits. Nous donnerons cette bibliographie dans un article ultérieur.

nombreuses études) et les Gastropodes (où elles ont été beaucoup plus négligées). On les observe également chez les Brachiopodes, sans qu'on semble y avoir consacré beaucoup de travaux. Chez les Oursins on peut compter des anneaux de croissance sur les génitales d'*Echinus esculentus* (MOORE, 1935), et sur les plaques de Clypeastres (DURHAM, 1951; ZOEKE, 1952). On sait très bien que les écailles, les otolites et rayons des nageoires chez les Poissons, permettent aussi une détermination de l'âge (PERLMUTTER, 1954, BOYKO, 1946).

Nous avons appliqué les notions générales énoncées ci-dessus à des lots importants de fossiles et elles sont en cours d'étude pour d'autre, notamment des Brachiopodes et des Lamellibranches.

Une première étude, portant sur un échantillon d'environ 600 individus de Brachiopodes de l'espèce « *Rhynchonella* » *vespertilio* (Sowerby) nous a montré que pour être méthodique et complet, un tel travail devait comporter les quatre opérations suivantes :

1° Analyser la variabilité, suivant les procédés classiques de biométrie, afin d'établir l'homogénéité de l'échantillon et de déterminer les caractéristiques moyennes de la population ;

2° étudier la croissance, par plusieurs méthodes si possible ;

3° établissement des catégories d'âges et structure de l'échantillon ;

4° comparaison avec d'autres échantillons provenant de niveaux et de localités différentes.

De telles études exigent une collaboration de plusieurs chercheurs et seront publiées dans un certain nombre de notes.

Il m'a paru cependant intéressant de donner en préalable cette vue d'ensemble et ce court exposé méthodologique.

BIBLIOGRAPHIE

- BOYKO E. G. — 1946. Détermination de l'âge des Poissons d'après l'examen de sections des rayons de nageoires. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, t. 53, n° 5, pp. 483-4.
- CAHN T. — 1933. Les phénomènes biologiques dans le cadre des sciences exactes. Paris. Hermann Cie. Act. Sc., n° 64, 20 p.
- DEEVEY E. S. JR. — 1947. Life tables for natural populations of animals *Quart. Rev. Biol.*, t. 22, pp. 283-314, 9 fig.
- DURHAM J. W. — 1951. Mode of growth in some Echinoïdes. *Bull. Geol. Soc. Amer.* t. 62, n° 12, pt 2 (abstract), p. 1434.
- EFREMOV I. A. — 1950. Taphonomie et annales géologiques (en russe). *Trav. Inst. Paléont. Acad. Sci. URSS.*, t. 24, n° 1, pp. 3-178, 45 fig., 4 pl. (Trad. C. E. D. P.).
- GRAY S. W. — 1946. Relative growth in a phyletic series. *Amer. J. Sci.* t. 244, pp. 792-807, 4 fig.

- HASKIN H. H. — 1954. Age determination in Molluscs. *Trans. New-York Acad. Sci.* (II), t. 16, n° 6, pp. 300-4, 7 fig.
- KURTÉN B. — 1953. On the variation and populations dynamics of fossils and recent mammals populations. *Acta Zool. fennica*, t. 76, pp. 1-122, 37 fig.
- Id.* — 1954. Population dynamics — A new method in paleontology. *J. Paleont.*, t. 28, n° 3, pp. 286-92, 3 fig.
- Id.* — 1954 a. Population dynamics and evolution. *Evolution*, t. 8, n° 1, pp. 75-81, 3 fig.
- LIVENTAL V. E. — 1952. La signification pratique de la courbe de mortalité pour l'étude des fossiles (en russe). *D. A. N.*, t. 87, n° 3, pp. 479-81, 4 fig. (Trad. C. E. D. P., n° 630).
- MOORE H. B. — 1935. A comparison of the biology of *Echinus esculentus* in different habitats. Part II. *J. mar. biol. Ass. (N. S.)*, t. 20, pp. 109-28.
- OLSON E. C., MILLER R. L. — 1951. Relative growth in paleontological studies. *J. Paleont.*, t. 25, pp. 212-23, 2 fig.
- PERLMUTTER A. — 1954. Age determination of fish. *Trans. New-York Acad. Sci.* (II), t. 16, n° 6, pp. 305-11, 2 fig.
- ROBSON G. C., RICHARD O. W. — 1936. The variation of animals in Nature. London. N. Y. Toronto. Longmanns Green Co., 425 p., 30 fig., 2 pl.
- ROGER J. — 1942. Étude des variations des caractères avec l'âge chez les fossiles. *Bull. Soc. linn. Lyon*, t. 11, n° 8, pp. 124-8, 5 fig.
- SIMPSON G. G. — 1940. Types in modern taxonomy. *Amer. J. Sci.*, t. 238, pp. 413-631.
- SPJELDNAES N. — 1951. Ontogeny of *Beyrichia jonesi* Boll. *J. Paleont.*, t. 25, pp. 745-55, 3 fig., 2 pl.
- WRIGHT S. — 1949. Population structure in evolution. *Proc. amer. phil. Soc.*, t. 93, n° 6, pp. 471-8.
- ZOEKE M. — 1952. Sur la croissance du squelette des Clypeastres fossiles. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 234, n° 20, pp. 1999-2002, fig.

Laboratoire de Paléontologie du Muséum.